



TITLE:

# 鳥類の育児寄生における共進化の理論的研究( Dissertation\_全文 )

AUTHOR(S):

高須, 夫悟

---

CITATION:

高須, 夫悟. 鳥類の育児寄生における共進化の理論的研究. 京都大学, 1995, 博士(理学)

ISSUE DATE:

1995-03-23

URL:

<https://doi.org/10.11501/3099726>

RIGHT:

学位申請論文

鳥類の育児寄生における  
共進化の理論的研究

高須 夫悟

奈良女子大学理学部情報科学科



## 目次

|                              |    |
|------------------------------|----|
| まえがき                         | 1  |
| 序論                           | 3  |
| カッコウとコウウチョウの托卵ホストの卵認識能力      | 5  |
| モデル                          | 13 |
| モデルの解析と結果                    | 20 |
| 系の時間変化について                   | 26 |
| よりよい卵擬態の進化                   | 28 |
| 議論                           | 31 |
| パラサイトの対抗手段がホストの対抗手段の確立に及ぼす効果 | 31 |
| モデルにおける軍拡競争                  | 32 |
| 現実の世界                        | 35 |
| 今後の課題                        | 37 |
| 付録                           | 39 |
| 引用文献                         | 44 |



## まえがき

鳥類の育児寄生者の中で最も有名でよく知られているものにカッコウ (*Common Cuckoo* *Cuculus canorus*) がある。カッコウは、東は日本から西はイギリスに至るまでユーラシア大陸全般にわたって生息し、数多くの宿主の巣に卵を産み込んで、これに寄生する。日本においてはカッコウは渡り鳥であり、5月中旬に南方よりわたってきて、オオヨシキリ、モズ、オナガなど様々な宿主に托卵しこれを利用している。カッコウの雌は宿主の巣に卵を産み込むだけで自分で子育てをすることはない。宿主がカッコウ卵を受け入れて抱卵すれば、カッコウ卵は宿主の卵よりも先に孵化して、カッコウの雛は宿主卵を巣外へ放り出して里親の世話を独占する。こうなってしまうと宿主は自分の子どもではなくカッコウの雛に給仕するわけであるが、給仕期間後期になって里親の数倍の大きさに成長したカッコウ雛を自分の子どもと信じて疑わずに餌を運び続ける里親の姿はとても奇異であり、このことが古くから諸人の多大な興味関心を集めてきた。

本論文は、鳥類の托卵の共進化の理論を取り扱う。本文で述べるように、従来の野外観察及び実験のみにたよっては、進化の機構は解明できない。実際に即した理論的研究と、これを裏付ける様々な研究分野による検証とが必要である。進化を取り扱うことは、過去を取り扱うことであるから、理論研究の検証には様々な制約が伴う。これを打開するためには、分子系統などミクロのデータを用いた技術ならびこれの活用が必要になろう。これらの広範な問題を私一人で行うのは到底不可能である。本論文ではこの広範囲にわたる問題の理論的な部分だけを取り出して解析及び議論を行い、共進化に関心をもつ各方面の研究者に共進化の機構の理解へ向けて発信することを試みる。

本研究を行うに当たり、重定南奈子 (奈良女子大学理学部)、川崎廣吉 (同志社大学知識工学部)、山村則男 (佐賀医科大学一般教養)、東正彦 (京都大学生態学研究センター)、原田泰志 (三重大学生物資源学部)、瀬野裕美 (奈良女子大学理学部) の諸先生をはじめとする数理生物学者の方々には、研究途上での議論、励まし、コメント等大変お世話になっ

た。中村浩志教授 (信州大学教育学部) には、フィールド研究者としての有益な議論、コメントを頂き、本研究を支援していただいた。また、Arnon Lotem (Tel Aviv University, Israel)、Eivin Røstoft (Institute for Natural Research, Norway)、Nicholas B. Davies (University of Cambridge, England)、Manuel Soler (University of Granada, Spain)、Anna Lindholm (University of Cambridge, England)、Arne Moksnes (University of Trondheim, Norway) の各研究者は理論的研究の重要性を理解してくださり、フィールド研究の立場からのコメントを頂いた。電子メールで大海を越えて議論のやりとりをしたことは本研究にとって非常に有益であった。本研究を支援していただいた研究者の方々に感謝したい。また、托卵研究のきっかけを作ってくださり、モデルの解析等についていろいろなコメントを頂いた Joel E. Cohen 教授 (Rockefeller University, USA) には、特に深い感謝の気持ちを送りたい。

最後になりましたが、宮田隆教授 (京都大学理学部生物物理学教室) には、分子系統を用いて進化を議論することを教えていただいた。私の托卵の研究に理解を示しこの研究を支えていただいた宮田隆教授に感謝するとともに、隈啓一博士、岩部直之博士および理論生物物理学講座のメンバーの方々に深いお礼を申し上げたい。

1994年12月

高須 夫悟

高須 夫悟



## 序論

育児寄生者（以下パラサイトと呼ぶ）は宿主（以下ホストと呼ぶ）の子育てのエネルギーを横取りし、一般にホストの繁殖成功度に悪影響を及ぼす。従って、ホストには寄生を回避または排除する方向に自然選択が働く。一方、寄生によって繁殖するパラサイトの側にはよりよく寄生を遂行し成功させる方向に選択が働くことが予想される。ホストの寄生対抗手段はパラサイトのこれに対抗する手段の進化を促し、またこれがホストのさらなる対抗手段を引き起こす。このように、両者が互いに抗争する進化様式は軍拡競争型の共進化（Arms Race）と呼ばれ、古くから進化生態学上の問題として多くの注目を集めてきた（Dawkins and Krebs 1979）。

鳥類の育児寄生は一般には托卵と呼ばれる。托卵においてはパラサイトとホストの両者に働く選択的要因が、たとえばホストの卵認識排除とパラサイトの卵擬態などというように直接的で明確であり、またこれらの適応的形質が野外観察及び実験によって比較的容易に知ることができることから、鳥類の托卵は共進化の機構を解明するモデルケースとして近年多くの注目を集めている（Rothstein 1990）。

今まで行われてきた野外観察及び実験の結果は、概ねパラサイトとホストが軍拡競争型の共進化を経て、それぞれが托卵排除・托卵促進の形質を進化させてきたことを支持している。ホストとパラサイトの托卵における適応的形質にはいろいろなものがあるが、その中でもっとも際だっているものが、ホストの卵排除とパラサイトの卵擬態であろう。たとえば、1) あるホスト集団は托卵に反応してパラサイト卵を認識して排除（托卵拒否）する能力を持っている（Rothstein 1975, Davies and Brooke 1989a, Brown et al. 1990, Moksnes and Røskoft 1989, Moksnes et al. 1993, Soler 1990, Soler and Møller 1990）、2) あるパラサイトはホストの卵排除に対抗するため卵擬態や分厚い卵殻を持っている（Brooke and Davies 1988, Davies and Brooke 1988, Higuchi 1989, Moksnes 1992, Spaw and Rohwer 1987, Rohwer and Spaw 1988, Picman 1989）、ことが野外研究によって明らかにされている。

ホストの卵認識能力が托卵に対抗して進化してきたことは次の野外実験の結果によって確かであると思われる。Davies and Brooke (1989a) はパラサイトの1つであるカッコウ（Common Cuckoo, *Cuculus canorus*）のホストを調査し、以下のことを明らかにした。カッコウの雛は昆虫食であり、雛に穀物を給仕するホストはカッコウの雛を育てることができない。言い換えればこのような穀物食のホストは過去にカッコウに托卵された経験がないといえる。多くの穀物食と昆虫食のホスト種の卵認識能力を調査比較すると、昆虫食のホストは一般的に卵認識能力を持つのに対して穀物食のホストは卵を認識できない。また、昆虫食である同種のホストであっても、カッコウが分布しない地域に生息する集団は卵認識能力が低い。これらの野外研究の結果から、ホストの卵認識能力は対托卵対抗手段として進化したと考える以外に、明らかに托卵という選択圧の中で選択されてきたと言える。

パラサイトの卵擬態の進化については、ホストが卵認識及び卵排除を行えばパラサイトは全く繁殖できないことからホストの卵認識が大きな選択圧としてパラサイトに作用してきたと考えられる。卵の色や模様はホストの卵認識ではなく、捕食者に目立たないように進化してきたという考えや、パラサイト同士の競争によって卵擬態が進化してきたという説（Brooker et al. 1990）も提案されているが、やはりホストの卵認識能力が第一義的に大きな選択圧となって卵擬態が促進されたことは否めない。

これらのことを考えると、ホストの卵認識能力と、パラサイトの卵擬態は明らかに卵をめぐる進化的攻防の産物であり、明確な1対1対応の付く軍拡競争によって進化した形質であるといえる。この様式の共進化は Pairwise Coevolution と呼ばれ、ホストの対パラサイト攻撃性など一般の捕食者に対する適応の場合にも見られる形質とは異なり、軍拡競争の共進化に特徴的な形質であるといえる。

ホストの托卵対抗手段を引き起こす機構は知られていない。現在托卵されていないホスト集団が比較的高い頻度で卵排除行動を示す例があることや、托卵の歴史が長いホスト集



団ほど卵排除行動をより高い頻度で行うことが野外実験で示されていることから (Braa et al. 1992, Briskie et al. 1992, Soler and Møller 1990, Zúñiga and Redondo 1992 も見よ)、何らかの遺伝的機構によってホストの托卵排除行動が決まっているのではないかと考えられている (Rothstein 1975, Briskie et al. 1992, Davies and Brooke 1989b, 1991)。

あるホスト集団については、ホストの托卵対抗手段に形質的可塑性があって、初めて繁殖をする個体は托卵を受け入れるが繁殖経験個体はこれを排除する傾向があることも明らかにしている (Lotem et al. 1992)。また、パラサイトの姿を巣の近傍で発見すると卵認識を行う傾向があるという条件付き行動を示すホスト集団も存在する (Anna Lindholm 私信)。ホストの行動には学習や条件付きという可塑性があるにしても、やはり何らかの遺伝的機構が関わっている可能性があるように思われる。現時点においてホストの托卵拒否行動が遺伝することを実証した野外実験はなく、従ってその遺伝機構は謎のままであるが、いくつかの理論的研究がホストの托卵対抗手段の遺伝を仮定することによって行われてきた。

一方、卵殻の色、模様など卵擬態に関するパラサイトの対抗手段も、ホストの托卵認識及び排除能力のように何らかの遺伝的機構によって発現している可能性がある (Harvey and Partridge 1988)。もしそうだとすれば、ホストとパラサイトの進化的関係は理論的には、ホストの卵排除の遺伝子とパラサイトの卵擬態の遺伝子を仮定することで扱うことができる。

次の節では、現在詳細に研究されているパラサイトとホストについて野外研究が明らかにした現状を概観し、これらについて行われてきた理論的研究について述べる。

#### カッコウとコウウチョウの托卵ホストの卵認識能力

最も詳細に研究されているパラサイトにカッコウ (*Common Cuckoo* *Cuculus canorus* ホトトギス科) とコウウチョウ (*Brown-headed Cowbird* *Molothrus ater* ムクドリモドキ科、北米産) がある。両者ともホストの雛と競合してホストの繁殖価を著しく下げるという点で

は一致するが、カッコウは専ら特定のホストにのみ托卵をし、コウウチョウは複数のホストをわけへだてなく同時に利用するという点で大きく異なっている。つまり、カッコウは托卵相手を特定の種に専門化した *Specialist* パラサイトであるのに対してコウウチョウは複数の種に托卵する *Generalist* パラサイトなのである。

カッコウは種としては数多くのホストに托卵をしているが、各雌個体はそれぞれ特定のホストにしか托卵しない。従ってカッコウ集団の中には、それぞれ異なるホストを標的とする独立した集団が存在すると考えられている。ホストの利用について独立した集団は「氏族」 (*gens*) と呼ばれる。オオヨシキリに托卵する系列はオオヨシキリ氏族、モズに托卵する系列はモズ氏族と言うぐあいに呼ばれているが、それぞれの氏族は次のようなメカニズムで互いに独立に保たれていると考えられている (Davies and Brooke 1991, Brooke and Davies 1991)。

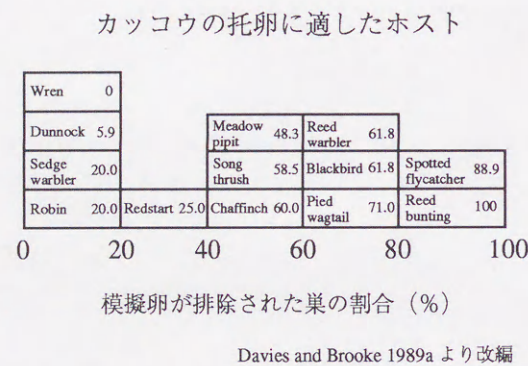
カッコウの雌は成鳥に達したとき里親と同じ種のホストに托卵するという刷り込みと、卵殻の色模様の母系遺伝によって氏族が独立に保たれている可能性がある。雛の段階でその里親の姿、鳴き声などを刷り込むことによって、ホストの選択性が親から子へ継承され、また母系遺伝によって標的となるホストへの托卵に適した卵擬態が継承される。刷り込みと母系遺伝を実験によって証明した研究報告はない。しかし、長野県千曲川河川敷の調査地域では1繁殖シーズン内でみる限りカッコウの雌は特定のホストに対してのみに反応すること、そして鳥類の性染色体では雌がヘテロ型であること、を考えると刷り込みと母系遺伝によって各氏族が独立に保たれている可能性は十分あるように思われる。それぞれの氏族はホストの利用という点については専門的であり独立に保たれているらしいことが、カッコウは *Specialist* パラサイト、と考える所以である。

さて、ホストの卵認識能力 (卵排除能力) については、様々な色模様にペイントした模擬卵をホストの巣に置いて繁殖個体の反応を見ることによって簡単に調査することができ、世界各地で研究されている。多くの研究では、繰り返しによる学習などの効果をなくすため、ホストの1個体は1度しか模擬卵に接しないように実験が組まれているが、あるホス



ト集団の個体は模擬卵に対して概ね首尾一貫した行動をとることが示されていることから (Haartman 1981)、宿主集団には卵認識及び卵排除を行う個体と、そうでない個体が存在すると思われる。この場合宿主集団中に占める托卵拒否個体の頻度が問題になるが、模擬卵を使用して宿主集団の模擬卵の拒否率が様々な宿主に対して調査されている。

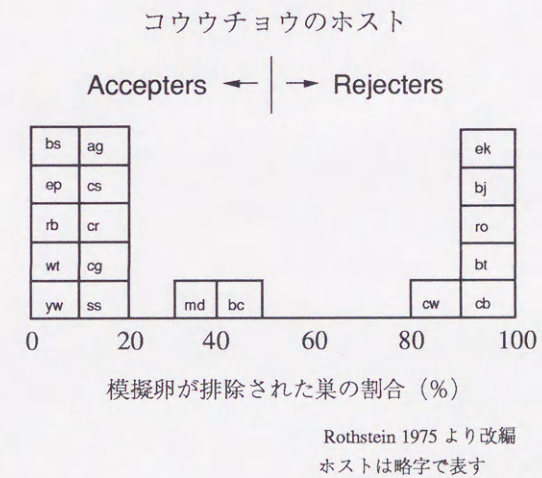
Davies and Brooke (1989a) はヨーロッパに分布するカッコウのホストの模擬卵拒否率を詳細に調べ、宿主集団ごとに、宿主卵に似ていない模擬卵に対して卵認識及び排除をした個体の頻度をまとめて次の結果を得た。



これをみると、ホストの模擬卵に対する拒否率は宿主集団ごとに異なり、ほとんど拒否をしないものからほぼ完璧に拒否をするものまで連続的に存在することが分かる。宿主集団中で模擬卵拒否を行った個体の頻度はさまざまで、ある集団ではほとんどすべての個体が模擬卵拒否をする一方、別の集団ではほとんど模擬卵に対して反応しないか、もしくはある割合の個体だけが模擬卵排除を行う。模擬卵拒否を行った個体の頻度は同じ種であっても地域によって異なっている。

次にカッコウ以外で詳細に研究が進んでいるコウウチョウの場合をみてみよう。模擬卵を使ってホストの卵認識能力を調べる方法を確立した Rothstein は、北米のコウウチョウの宿主について托卵拒否率を調査した (Rothstein 1975)。前述したように、コウウチョ

ウの雌はカッコウとは異なり複数の宿主種に托卵をする。つまり、コウウチョウはカッコウの場合にみられたような宿主特異性を持たず、多種類の宿主を利用する Generalist パラサイトである。またカッコウに見られるような卵擬態はコウウチョウについては認められない。Rothstein の調査した Generalist であるコウウチョウに托卵されるホストの拒否率の分布は次の通りであった。



コウウチョウの宿主は、常に模擬卵に反応してこれを排除するか、或いは模擬卵を受け入れるかの両極に分かれ、中間的な拒否率を示す宿主はほとんど存在しない。これはカッコウの宿主の場合と大きく異なっている。Rothstein は模擬卵を受け入れる宿主種を Acceptor Species、模擬卵を拒否した種を Rejecter Species と呼んだ。

カッコウの場合もコウウチョウの場合も、托卵はホストの繁殖価を著しく下げするためホストの卵認識能力が托卵に対抗する手段として進化してきたという点では一致するものの、托卵拒否率 (卵認識能力) の分布が、連続分布か 2 分化か、というように質的に異なっている。

ホストの卵認識及び卵排除、あるいはパラサイトの卵擬態の存在を明らかにした野外実



験の結果は概ね軍拡競争型の共進化の概念に合致すると上述した。しかし、Davies and Brooke (1989a) と Rothstein (1975) が示したように、ホストの卵認識能力について—なぜこのような分布の違いが生じるのか?、なぜすべてのホスト個体が托卵拒否をしていないのか?—という疑問はまだ解明されていない。

現在の進化生物学では、生物は適応的に進化してきた、つまりより多くの子孫を残す形質が自然選択によって選択され、現在の生物を形創ってきたと考える。この考えによれば、托卵されているにも関わらず必ずしもすべての個体が托卵拒否をしない、というのは一見不可解である。托卵を受け入れる個体は適応的には振る舞っていないように思えるのである。この事実を説明するものとして以下の説が提出されている。まず、野外研究サイドに立った説を紹介し、その後に理論的研究による説を紹介しよう。併せてこれらの説の問題点について述べる。

Davies and Brooke (1989b) は、カッコウのホストが示す連続的な卵認識能力はそれぞれのホストが進化の途中にあり、卵認識という形質が現在集団中に徐々に拡がりつつある途中であるとする Continuing Arms Race 説を唱えた。つまり、我々は継続しつつある進化の時間的一断面を観察しているのだと考えるのである。彼らはこの説を唱えるに当たり、仮想的な托卵拒否遺伝子がホスト集団中に拡がる速さを集団遺伝のモデルを用いて計算し、現在イギリスでみられるような低い托卵率(数%)の下では托卵拒否遺伝子が十分拡がるためには数千年の年月がかかるという結果を得た。従って、現在ほとんど卵認識を示さないホストもやがては高い卵認識能力を身につけるであろう、と予想している。しかし、この説は托卵率が一定と言う仮定に基づいており、これは後で議論するように問題があると思われる。

Rothstein (1975, 1990) は、コウウチョウのホストがほとんど托卵を受け入れるか或いは完全に排除するかのどちらかに分類できることは、コウウチョウによる高い托卵率に原

因があると考えた。コウウチョウによる托卵率は地域によって異なるもののカッコウの場合よりは高く(〜20%)、従ってホストには強い選択圧が働く。彼は、このような高い托卵圧の下では、ホスト集団中にパラサイト卵認識排除の形質が出現すれば短期間(高々数十年)のうちに集団中に拡がり固定することを集団遺伝のモデルを使って示した。これをもとに、中間的な卵認識能力を示すホストが存在しないのは卵排除形質の固定が短期間で起こるからであり、現在卵排除を行わないホストは卵認識の形質を持たないホストであると帰結し、これを Evolutionary Lag 説と呼んだ。しかし、この説は Generalist であるコウウチョウの場合については妥当であると思われるが、Specialist パラサイトの場合には、パラサイトが托卵排除の形質を獲得したホストに高い托卵率を及ぼし続けることが困難であることから Specialist の系には当てはまらないように思える。

Davies and Brooke と Rothstein の説はホストに働く選択圧が小さいか大きいかという点と、Specialist パラサイトであるカッコウと Generalist パラサイトであるコウウチョウのホストを対象としているという点で異なるものの、十分時間がたって突然変異によって托卵拒否形質が出現すれば、これは固定し現在の状況は変化するであろうという点で一致している。現状を新しい形質の出現に関して非平衡とみなすこの考えと対比をなすものが次の Rohwer and Spaw (1988)、Lotem et al. (1992) による説である。

Rohwer and Spaw (1988) はコウウチョウのホストの卵認識能力と体サイズなどを比較して、卵認識及び排除には身体的制限によるコストがかかり、托卵排除のコストが托卵排除の利益を越えるためホストは托卵を受け入れるという考えを提出した。彼らはホストの体サイズとコウウチョウ卵の排除の仕方を比較し、体サイズが小さく従って小さい嘴を持つホストは卵排除を行うのに大きなコストを払っていることを示した。この考えは現在の状態をコストとベネフィットの釣り合いによって実現した平衡状態と考える点で上に紹介した説と異なっている。Lotem et al. (1992) はカッコウのホストについて同じように、托卵拒否と托卵受け入れのコストとベネフィットの釣り合いで両者の関係は平衡的な状態に至るのではないかという平衡説を提出している。



以上述べた研究はフィールド研究者が彼らの野外実験に基づいて提出した考えであり、言葉による論証が中心となっているが、これに対してパラサイトとホストの関係を理論的に考え、数理モデルを組み立てることによって野外実験による理解を補足し、新しい知見を見いだそうという試みが少なからず行われてきた。

May and Robinson (1985) はホストとパラサイトの個体群密度の変動をモデル化し、この解析から通常の繁殖パラメータではホストとパラサイトの系は最終的には安定な状態に落ちつくことを示した。しかしこのモデルでは、個体群密度の変化のみに注目しておりホスト及びパラサイトの進化(卵排除、卵擬態)は考慮されていないため、進化を論じるには不十分である。

卵殻の色、模様など卵擬態に関するパラサイトの対抗手段は、ホストの托卵認識及び排除能力のように何らかの遺伝的機構によって発現している可能性がある(Harvey and Partridge 1988)。もしそうだとすれば、ホストとパラサイトの進化的関係は理論的には、ホストの卵排除の遺伝子とパラサイトの卵擬態の遺伝子を仮定することで扱うことができる。これに従った理論的研究にはKelly (1987) とBrooker et al. (1990) によるものがある。

Kelly (1987) はホストの卵認識能力とパラサイトの卵擬態の確立を個体群動態と集団遺伝のモデルを用いて解析した。そして、托卵率が低ければ托卵拒否遺伝子が十分に広がるのには非常に長い年月がかかること、そしてパラサイトの卵擬態はホストの卵排除遺伝子の増加率を押さえる効果があること、を示した。しかし、彼のモデルでは托卵率に一定の上限がもうけられており、Continuing Arms Race 説を唱えた Davies and Brooke (1989b) と同様、托卵による選択圧を過小評価する恐れがある。最近、日本のある地域ではオナガが新しいホストとして托卵されるようになったが、オナガは卵認識能力を欠いていてオナガ氏族のカッコウが増加し、その結果托卵率が非常に高くなったことが報告されている(Yamagishi and Fujioka 1986, Nakamura 1990)。従ってモデル化に際して托卵率に上限をもうけることは適切ではない。

Brooker et al. (1990) はパラサイトの卵擬態の進化は、ホストの卵排除によって進むよりかはむしろパラサイト同士の競争に起因するという説を提唱し、これを示す数理モデルを構築している。しかし、ヨーロッパに生息するカッコウの場合、カッコウ雌が既に産み込まれた別のカッコウ雌の卵を認識してこれを抜き取るというようなカッコウ同士の競争を示す明確な証拠は得られていない(Davies and Brooke 1988)。上記の Kelly とBrooker et al. のモデルは現実に即するあまり非常に複雑なものになり、主に数値計算によって解析されている。このようなモデルの複雑さは、系の振る舞いのパラメーター依存の解析を困難なものにし定性的な結果が導きにくい。

一方、Takasu et al. (1993) は個体群動態を考慮に入れたホストの対抗手段の確立を記述する集団遺伝モデルを発表し、ホスト集団中に托卵拒否遺伝子がどのように広がっていくのかを理論モデルを用いて定性的及び定量的に解析した。その結果、托卵拒否遺伝子は必ずしもホスト集団中に固定せず、系は托卵受け入れ個体と托卵拒否個体がある頻度で安定に共存する状態に至ることを示した。しかしTakasu et al. のモデルはホストの托卵対抗手段がどのように確立されるかに的を絞った研究でありパラサイトの卵擬態の進化については考慮されていないため、ホストとパラサイトの軍拡競争型の共進化の理論的研究には不十分である。

本論文では、今まで提出されてきた理論的研究の欠点をふまえ、軍拡競争型の共進化過程の全容をつかむために簡潔かつ現実的な理論モデルを組み立てこれを解析する。そして、理論的立場から軍拡競争の具体的な姿を描像し、野外実験による知見を補完することを試みる。



## モデル

本論文のモデルでは、ホストの対抗手段とは巣内のパラサイト卵を認識して排除する卵拒否であり、パラサイトのこれに対抗する手段は自らの卵をホスト卵に似せる卵擬態であると考え、ホストとパラサイトは卵をめぐる軍拡競争をしていると想定する。カッコウや多くのホストがそうであるように、渡りをする鳥は毎年同じ場所に戻ってくる傾向が指標調査によって示されていることから、Takasu et al. (1993) と同様に、ある地域で繁殖するホスト集団とこのホスト集団に托卵する Specialist パラサイト集団の2つのローカルな集団を考える。実際にはローカル地域間の移出移入が少なからずあると思われるが、地域間の交流を考慮に入れたモデルはより複雑なものになるため、ここでは研究の第一段階として他の地域とは隔離された仮想的なローカル集団を考え、地域間の交流が及ぼす効果は別の機会に解析することにする。

パラサイトには、先に紹介したコウチョウのように複数のホスト種集団に托卵する Generalist パラサイトが存在する。Specialist と Generalist とでは、ホストに働く托卵圧の持続性に違いが生じるので同列には議論できない。これまでパラサイトの繁殖戦略の違い (Specialist か Generalist か) に着目した研究はほとんどなくこれからの研究が待たれるが、本論文では Specialist パラサイトのみを考えることにし、Generalist パラサイト及び Generalist と Specialist の関係については別の機会に解析することにする (Takasu in preparation)。本論文では以後パラサイトといえば Specialist パラサイトを意味する。

ホストの対抗手段つまりパラサイト卵の認識排除は遺伝的に決まっていて、ホスト集団には托卵を認識しないでこれを受け入れる 托卵受け入れ個体 (Acceptor) と、托卵を認識してこれを排除する托卵拒否個体 (Rejecter) とが存在すると仮定する。ホストは一般的に雄と雌が協同して繁殖に当たるものが多い。繁殖雄雌ともに Acceptor 個体であるようなつがいを Acceptor つがいと呼び、そうでないつがいを Rejecter つがいと呼ぶことにする。

Acceptor つがいの巣に産み込まれたパラサイト卵は受け入れられてそのつがいの世話を受けるのに対して、Rejecter つがいの巣に産み込まれたパラサイト卵は必ずしも受け入れられない (図1)。

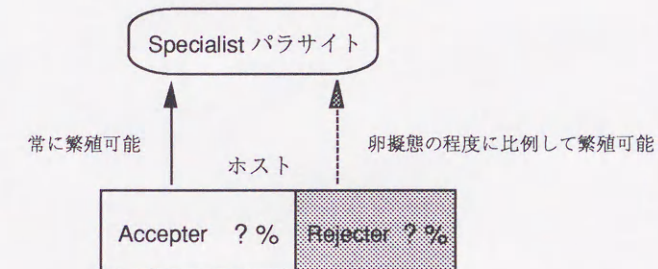


図1: モデルにおけるパラサイトとホストの関係。パラサイトはホストに繁殖を依存しており、Acceptor つがいの巣から繁殖できるが、Rejecter つがいの巣からは必ずしも繁殖できない。Rejecter つがいに托卵が受け入れられる確率は卵擬態の程度に比例する。Rejecter, Acceptor つがい頻度の変化をモデル化していく。

まず、Acceptor つがいと Rejecter つがいの繁殖価 (翌年まで生き残る子どもの数) をそれぞれ  $W_A$ ,  $W_R$  で表すことにしよう。 $W_A$  と  $W_R$  はともにパラサイト密度  $P$  に依存すると考えられる。

パラサイト密度  $P$  が高ければ、ホスト巣はより高い確率で托卵されると予想されることから、托卵を認識しない Acceptor つがいの繁殖価  $W_A$  はパラサイト密度の減少関数と考えることができる (May and Robinson 1985)。Rejecter つがいの繁殖価も、もしパラサイトが Rejecter つがいを欺くような卵擬態を持っていれば、パラサイト密度に依存して減少すると考えられる。野外実験によると、あるホストは自分の卵と似ていない卵を巣から排除できるものの、似ている卵は受け入れやすいということが明らかになっている (Victoria 1972, Brooke and Davies 1988, Higuchi 1989, Moksnes et al. 1993)。卵擬態は連続的な形質であり、どのくらいホスト卵に似ているかという卵擬態の程度には、全く似ていないものから非常に似ているものが存在する。従って、Rejecter つがいといえども卵擬態の程度に比例して托卵を受け入れると仮定することは妥当であると考えられる。ここでは Rejecter つ



がいの繁殖価  $W_R$  はパラサイト密度  $P$  と卵擬態の程度の減少関数であると仮定する。

一方、ホストの対抗手段（托卵認識及び排除）にはコストがかかると考えられている（May and Robinson 1985, Davies and Brooke 1988, Rohwer et al. 1989）。托卵排除行動には、パラサイト卵を認識しこれを巣外へ放り出すという行動が含まれるので、卵認識や卵排除の際誤って自分の卵を排除してしまう可能性がある。実際にあるホストでは卵排除を試みる度に自分の卵を傷つけてしまう例が知られている（Røskoft et al. 1990, Moksnes et al. 1991, Marchetti 1992）。卵認識の際の誤りによって、Rejecter つがいが托卵されていなくてもコストを払うと仮定すると、托卵拒否行動は托卵がほとんど起こらない状況では托卵受け入れよりも不利であることになる（May and Robinson 1985, Davies and Brooke 1989b）。そこで、このモデルでは托卵率が非常に低い場合、Acceptor つがいの方が Rejecter つがいよりも繁殖価が高く、従って托卵対抗手段は不利になると仮定する。

托卵は一般的にホストの繁殖価に悪影響を及ぼすが、その害はパラサイトの種類によって異なる。カッコウのように、孵化後ホストの雛を殺すパラサイトはホストの繁殖価をゼロまで下げるが、マダラカンムリカッコウ（Great Spotted Cuckoo *Clamator glandarius*）のようにホストの雛と一緒に育つパラサイトはあまり害を及ぼさず、托卵を受け入れたとしてもホストの繁殖価はゼロにはならない。前者の場合 Acceptor つがいの繁殖価  $W_A$  はパラサイト密度が増えるにつれてゼロに近づくが、後者の場合ではゼロには漸近しないことになる。このようなパラサイトの性質による  $W_A$  の関数型の違いは、しかしながら今後の結果に大きな違いをもたらさないことが別の解析によって示されることから（Takasu in preparation）、ここでは托卵を受け入れた場合、ホストは自分の子どもを全く残せない状況を考えることにする。

$W_A$  と  $W_R$  の関数型には様々なものが考えられるが、上記の条件を満たすものとして次式が挙げられる。

$$W_A = f \exp(-a P) \text{ and } W_R = \epsilon f \exp(-a P) + \epsilon f (1 - \exp(-a P)) (1 - m)$$

パラサイトが存在しない状況では（ $P = 0$ ）、Acceptor つがいの繁殖価は  $f$  であり、Rejecter つがいの繁殖価は  $\epsilon f$  である。係数  $\epsilon$  は托卵対抗手段のコストを表すパラメータであり、 $0 < \epsilon < 1$  である。 $\epsilon = 1$  であれば、Acceptor つがい及び Rejecter つがいの、托卵が起こらない状況での繁殖価は共に  $f$  であり、托卵拒否には全くコストがかからない状況を表すことになる。

指数の部分  $\exp(-a P)$  はホストの巣が托卵を免れる確率を表す。パラメーター  $a$  はパラサイトの探索能力、或いはホストの巣の見つけ易さを表す。パラメーター  $m$  は、Rejecter つがいがパラサイトの卵擬態に欺かれて托卵を受け入れる確率を表す。これは、パラサイトの卵擬態の程度を示すものだが、ホストの卵認識能力の優劣にも依存し、直感的にはホストの対抗手段に対するパラサイトの卵擬態の相対的有利さを表す。パラメーター  $m$  はパラサイトの卵擬態やホストの卵認識能力の進化に依存して変化する量であるが、しばらくの間これを定数とみなしてモデルを組み立てる。

パラサイトの卵擬態の程度が低く、Rejecter つがいが常にこれを排除できるならば  $m = 0$  であり、Rejecter つがいの繁殖価  $W_R$  はパラサイト密度によらず一定の  $\epsilon f$  となる。Rejecter 個体が必ず托卵を排除できるこの場合が（ $m = 0$ ）Takasu et al. (1993) の研究に当たる。パラサイトが卵擬態を発達させるにつれて（ $m$  の値は 1 に近づく）、Rejecter つがいは托卵を受け入れ、繁殖価を下げていく（図 2）。



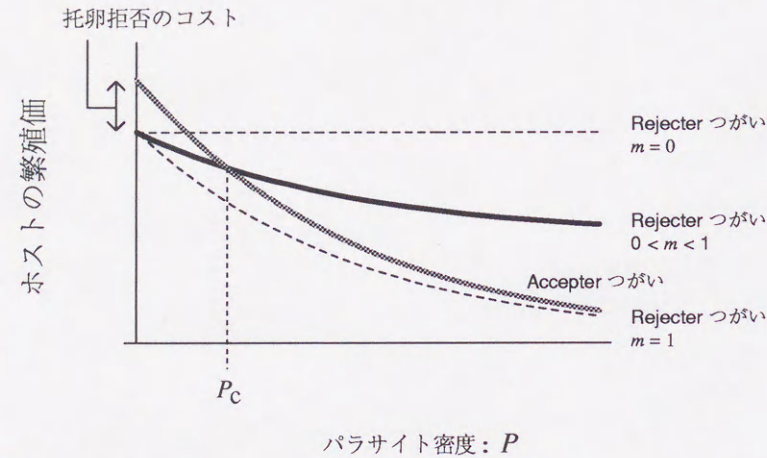


図2：ホストの繁殖価 ( $W_A, W_R$ ) のパラサイト密度  $P$  及び卵擬態の程度  $m$  依存性。托卵拒否にはコストがかかり托卵率が低い状況では托卵を受け入れた方が有利であり、拒否つがいと受け入れつがいの繁殖価が等しくなるパラサイト密度  $P_C$  が存在する。よりよい卵擬態の出現は Rejecter つがいの繁殖価を下げるが、より優れた卵認識能力の出現は卵擬態の効果を薄める。パラサイトの進化はパラメーター  $m$  を増加させ、ホストの進化はこれを減少させる。

Acceptor つがいと Rejecter つがいの繁殖価  $W_A, W_R$  のパラサイト密度  $P$  依存性を決めたが、具体的なモデルを組み立てる前にホストの対抗手段の発現の遺伝メカニズムを決めなければならない。ここではモデルを簡単にするためにホストの托卵拒否行動は常染色体にある1つの遺伝子座上の2つの対立遺伝子で決まっているとする。托卵拒否遺伝子  $R$  がパラサイト卵認識及び托卵拒否行動を引き起こし、対立遺伝子  $A$  は拒否行動を引き起こさないとする。 $R$  は  $A$  に対して優勢と仮定し、遺伝子型  $RR, RA$  は Rejecter 個体に、 $AA$  は Acceptor 個体になる。ホスト集団中の3つの遺伝子型  $RR, RA, AA$  の頻度をそれぞれ、 $x, y, z$  で表す。ホスト集団はランダムに交配しているとする。

ホストの Acceptor つがいと Rejecter つがいの繁殖価はパラサイト密度に依存し、パラサイトの繁殖はホストに依存するため、系を記述するためにはホストの個体群動態を考慮に入れる必要がある。従ってモデルは4つの変数、パラサイト密度  $P$  とホストの密度  $H$ 、ホスト集団中の2つの遺伝子型の頻度  $x, y, z = 1 - x - y$ 、を含むことになる。

Acceptor つがいの巣に産み込まれたパラサイト卵は常に受け入れられる。またパラサイトが卵擬態をしている場合、托卵は卵擬態の程度に比例して Rejecter つがいの巣でも受け入れられる。

上述した仮定の下で、先ず最初にパラサイトの個体群動態の式を導く。Acceptor つがいと Rejecter つがいの頻度は  $z^2$  と  $1 - z^2$  であることから、托卵されたという条件の下でのパラサイト卵がホストに受け入れられる確率は

$$z^2 + (1 - z^2)m$$

となる。

1つのホスト巣に複数の托卵が起こっても、競争によって最終的には1匹のパラサイト雛が巣立つことから、パラサイト集団に次世代に加わるパラサイトの新規加入分（若年個体）の密度は、（ホスト巣が少なくとも1回托卵を受ける確率）（ホスト巣の密度）（托卵が受け入れられる確率）（パラサイト卵の生存率）の積で表され、次のようになる。

$$(1 - e^{-aP}) \Gamma H \{z^2 + (1 - z^2)m\}$$

ここで、 $\Gamma$  は受け入れられたパラサイト卵が無事に育って翌年まで生き残る確率を表す。次年度のパラサイト密度は、翌年までの生き残りと新規加入分の和で表すことができるから、次年度のパラサイト密度は

$$P' = s_p P + (1 - e^{-aP}) \Gamma H \{z^2 + (1 - z^2)m\}$$

と書くことができる。ここで  $s_p$  は成長個体の翌年までの生存率を表す。

次にホストの個体群動態の式を導く。Rejecter つがいの密度は  $(1 - z^2)H$  であり、それぞれが  $W_R$  の繁殖価を持つ。また Acceptor つがいの密度は  $z^2 H$  であり、それぞれが  $W_A$  の子孫を残す。したがって、ホストの翌年における新規加入分は



$$(1-z^2)W_K + z^2 W_A$$

である。

ホストの密度は、パラサイトが存在しない状況においても、一般的に餌の量、造営場所などの環境的要因や競争によって制限されていると考えるのが妥当である。この密度依存効果を考慮すると、ホストの翌年の密度は次の式で与えられる。

$$H' = \frac{1}{1+H/k} \left[ s_H + (1-z^2)W_K + z^2 W_A \right] H$$

ここで  $s_H$  はホストの成長個体の翌年までの生存率であり、 $1/(1+H/k)$  の項は密度依存効果を表し、その効果はパラメータ  $1/k$  で与えられる。 $k$  が大きいほど密度依存効果は小さくホスト集団はより高密度まで成長できる。

ホスト集団中の3つの遺伝子型の頻度の変化は次のようにして導くことができる。繁殖つがいの雄雌の可能な組み合わせとして、Rejecter つがいには (RR,RR), (RR, RA), (RR,AA), (RA,RA), (RA,AA) の5通りがあり、Acceptor つがいは (AA,AA) の組み合わせがある。ランダム交配の仮定の下では、RR, RA, AA の遺伝子型の新規加入の個体の密度は次のようになる。

$$\text{Genotype RR: } (x^2 + xy + y^2/4) W_R H$$

$$\text{Genotype RA: } (xy + 2xz + yz + y^2/2) W_R H$$

$$\text{Genotype AA: } (y^2/4 + yz) W_R H + z^2 W_A H$$

従って、次年度における3つの遺伝子型の個体密度は次の式で与えられる。

$$\text{Genotype RR: } s_H H + (x^2 + xy + y^2/4) W_R H$$

$$\text{Genotype RA: } s_H H + (xy + 2xz + yz + y^2/2) W_R H$$

$$\text{Genotype AA: } s_H H + (y^2/4 + yz) W_R H + z^2 W_A H$$

これから、翌年の遺伝子型 RR, RA の頻度は

$$x = \frac{s_H x + W_K (x^2 + xy + y^2/4)}{s_H + (1-z^2)W_K + z^2 W_A}$$

$$y = \frac{s_H y + W_K (xy + 2xz + y^2/2 + yz)}{s_H + (1-z^2)W_K + z^2 W_A}$$

で与えられる。

以上をまとめると、パラサイト密度  $P$ 、ホスト密度  $H$ 、ホスト集団中の2つの遺伝子型 RR, RA の頻度  $x, y$  の変化を記述する式として次の4式が得られた。次の章ではこれを解析し、この系がどのように振る舞うのかを調べることにする。

$$P' = s_P P + (1 - e^{-aP}) \Gamma H \left\{ z^2 + (1-z^2)m \right\} \quad (1-a)$$

$$H' = \frac{1}{1+H/k} \left[ s_H + (1-z^2)W_K + z^2 W_A \right] H \quad (1-b)$$

$$x' = \frac{s_H x + W_K (x^2 + xy + y^2/4)}{s_H + (1-z^2)W_K + z^2 W_A} \quad (1-c)$$

$$y' = \frac{s_H y + W_K (xy + 2xz + y^2/2 + yz)}{s_H + (1-z^2)W_K + z^2 W_A} \quad (1-d)$$

## モデルの解析と結果

まずはじめに、パラサイトが存在しない状況 ( $P=0$ ) でのホスト集団の定常密度を導いてみる。托卵が起こらない状況では托卵拒否はコストのため不利であり、ホスト集団はすべて Acceptor 個体 AA で占められている。式 (1-b) で  $P=0, x=y=0$  とする事によってパラサイトが存在しない場合のホスト密度の定常値として

$$K = k(f + s_H - 1)$$

が得られる。密度依存効果を表すパラメーター  $k$  が、ホストの托卵が起こらない状況で



の定常密度  $K$  に比例していることから、パラメーター  $k$  は宿主集団の Abundance（豊富さ）を示すものと解釈できる。今後パラメーター  $k$  のかわりに  $K$  を用いて議論を進める。 $K$  が負の値を取る時、すなわち  $f + s_H - 1 < 0$  のとき、宿主の生殖率  $f$  が死亡率  $1 - s_H$  よりも小さくなるので宿主集団は自然的に絶滅へ向かう。同じ理由で  $\varepsilon f + s_H - 1 < 0$  の時には、托卵拒否個体は自然的に減少する。これらの生物学的にはあまり意味のない場合は考慮せず、以下の解析では  $\varepsilon f + s_H - 1 > 0$  の場合のみを考える。

Acceptor つがいと Rejecter つがいの繁殖価  $W_A, W_R$  はパラサイト密度が

$$P = P_c = 1/a \log[(1 - \varepsilon m) / \varepsilon / (1 - m)]$$

の時に等しくなる（図 2 参照）。パラサイト密度が常に  $P_c$  以上に保たれていれば Rejecter つがいの方が Acceptor つがいよりも多くの子孫を残し、従って托卵拒否遺伝子  $R$  の頻度は増加する。逆にパラサイト密度が  $P_c$  以下に保たれるならば、Acceptor つがいの方が多くの子孫を残して托卵受け入れ遺伝子  $A$  は増加し（托卵拒否遺伝子  $R$  は減少する）、宿主集団はすべて Acceptor 個体で占められることになる（付録参照）。しかしパラサイト密度は宿主との個体群動態及び宿主集団中の Rejecter つがいの頻度に依存するので、必ずしもパラサイト密度が  $P_c$  以上あるいは  $P_c$  以下に保たれるわけではない。

系の振る舞いを記述する式の性質は通常的手法を用いて解析することができる。その結果、系のダイナミクスはパラメーター  $a, K, \Gamma$  の積と卵擬態の程度を表す  $m$  の 2 つ量を用いて特徴づけられることが分かる（付録参照）。パラメーター  $a, K, \Gamma$  はそれぞれ、パラサイトによる宿主巢の探索効率、宿主の Abundance、パラサイト卵の生存率、を表すことから積  $aK\Gamma$  は、パラサイトにとって宿主の Quality（品質）を表すものと解釈できる。パラサイトにとってこの積が大きな宿主集団ほど、より多くの繁殖機会を与えることになると考えられるからである。宿主の品質  $aK\Gamma$  は環境要因の違いによって同種宿主であっても地域ごとに異なった値を取ることが予想される。

積  $aK\Gamma$  の値については 3 つの閾値  $Q_0, Q_1, Q_2$  が、卵擬態のパラメーター  $m$  については 1 つの閾値  $m_c$  が存在して、系のダイナミクスは積  $aK\Gamma$  と  $m$  のこれらの閾値に対する大小関係で次の 4 つの場合に分類できる（図 3）。この導出とこれらの平衡点の安定性については付録を参照のこと。

$$Q_c = 1 - s_p, \quad Q_1 = \frac{(f + s_H - 1)(1 - \varepsilon m)^2(1 - s_p) \log \frac{1 - \varepsilon m}{\varepsilon(1 - m)}}{(1 - \varepsilon)\{\varepsilon f + s_H - 1 - \varepsilon m(f + s_H - 1)\}}, \quad Q_2 = \frac{1}{m} Q_1$$

$$m_c = \frac{\varepsilon f + s_H - 1}{\varepsilon(f + s_H - 1)}$$

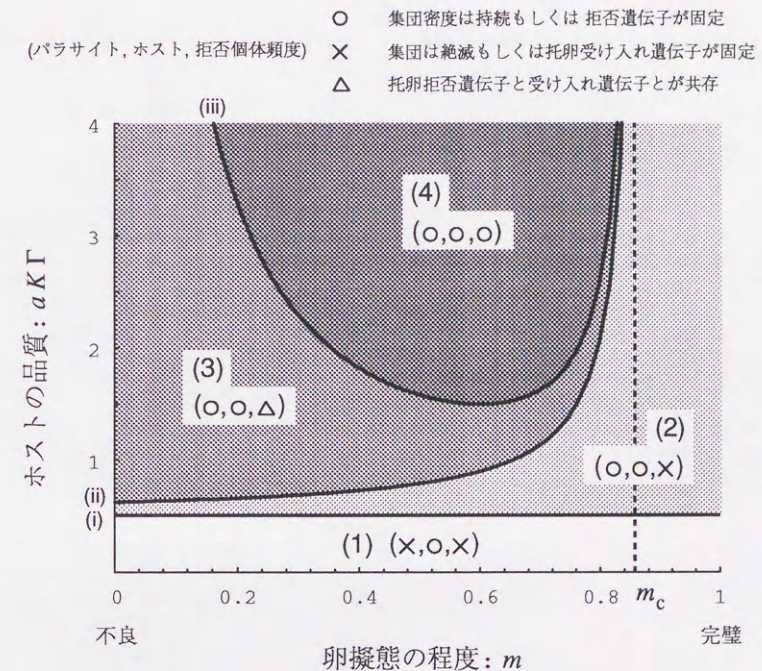


図 3：4 つの平衡状態を可能にするパラメーター  $(m, aK\Gamma)$  領域。4 つの領域 (1) ~ (4) は 3 つの曲線、 $aK\Gamma = Q_0, Q_1, Q_2$  によって分離される。この図のパラメーターの値は  $s_H = s_p = 0.5$ ,  $\Gamma = 0.15$ ,  $f = 0.7$ ,  $\varepsilon = 0.95$ ,  $Q_c = 0.5$ ,  $m_c = 0.86$ 。  $Q_1$  と  $Q_2$  は  $m$  に依存し、 $m$  が 0 に近づくにつれて  $Q_2$  は無限大に発散する。 $m$  が  $m_c$  へ近づくにつれて  $Q_1, Q_2$  は無限大に発散する。 $m_c < m$  の時は  $Q_1, Q_2$  が負の値となり生物学的には意味をなさない。卵擬態の閾値  $m_c$  を点線で示す。宿主の対抗手段にコストがかかれば ( $\varepsilon < 1$  ならば)  $m_c < 1$  である。



### 平衡状態 (1)

時間がたつにつれてパラサイト密度はゼロに収束してパラサイトは絶滅し、宿主集団は Acceptor 個体のみによって占められる。この平衡点は  $aK\Gamma < Q_c$  の時に実現される。ホストの品質が小さいためパラサイトは十分繁殖できず、その密度を維持できない状況に当たる。パラサイトが存在せず托卵が起こらないので、托卵拒否遺伝子 R は存在したとしても拡がらない。

### 平衡状態 (2)

パラサイトと宿主は共存するが、托卵拒否遺伝子 R は宿主集団中に拡がることができない。この平衡点は  $Q_c < aK\Gamma < Q_1$  かつ  $m < m_c$ 、または、 $Q_c < aK\Gamma$  かつ  $m_c < m$  の時に起こる。パラサイト密度はゼロ以上に維持されるが、Acceptor つがいと Rejecter つがいの繁殖価が等しくなる  $P_c$  以上に保たれることはなく、このような低密度下では Acceptor つがいの方が Rejecter つがいよりも多く子孫を残す。したがって托卵拒否遺伝子 R は宿主集団中に拡がらない。もし、卵擬態の程度がある水準を越えてしまうと ( $m_c < m$ ) いかなるホストの品質に対しても托卵拒否遺伝子 R は宿主集団中に拡がらない。

### 平衡状態 (3)

パラサイトと宿主が共存し、托卵拒否遺伝子 R が宿主集団中に拡がる。しかし拒否遺伝子 R は宿主集団中には固定しない。この平衡点は  $Q_1 < aK\Gamma < Q_2$  かつ  $m < m_c$  の時に達成される。パラサイト密度は、宿主集団が Acceptor 個体で占められているときには  $P_c$  以上に、逆に宿主集団が Rejecter 個体で占められているときには  $P_c$  以下になるため最終的には  $P_c$  に収束し、Acceptor つがいと Rejecter つがいの繁殖価は等しくなる。Acceptor 個体と Rejecter 個体はある頻度でもって安定に存在し、宿主集団は托卵に関する行動について 2 型を示すことになる。

### 平衡状態 (4)

パラサイトと宿主は共存し、托卵拒否遺伝子 R は宿主集団中に固定する。この平衡点は  $Q_2 < aK\Gamma$  かつ  $m < m_c$  の場合に達成される。ホストの品質が高くパラサイトが卵擬態を持つため、たとえ宿主集団が Rejecter 個体で占められたとしてもパラサイトは十分に繁殖でき、その密度を  $P_c$  以上に維持することができる。パラサイト密度が  $P_c$  以上の高密度に保たれる時には Rejecter つがいの方が Acceptor 個体よりも多く子孫を残し、従って托卵拒否遺伝子 R が突然変異で出現すれば頻度は増加してやがて固定するに至る。パラサイトが全く卵擬態を持たない場合では ( $m = 0$ )、 $Q_2$  が無限大に発散してこの平衡点は存在しない。

パラサイトの卵擬態があまり発達していないとき ( $m < m_c$ )、平衡状態におけるパラサイトと宿主密度の比 ( $P^*/H^*$ )、托卵率 ( $(1 - \exp(-aP^*))z^2$ ) そして托卵拒否つがいの頻度 ( $1 - z^2$ ) をホストの品質  $aK\Gamma$  に対して描いたものが図 4 である。パラサイトは  $Q_c < aK\Gamma$  の時のみ、托卵を続行できる。ホストの品質  $aK\Gamma$  が  $Q_1$  から  $Q_2$  まで増加するにつれて、平衡状態における拒否つがいの頻度は増加するが、密度比と托卵率は減少し、 $aK\Gamma$  が  $Q_2$  を越えると再び増加しはじめる。



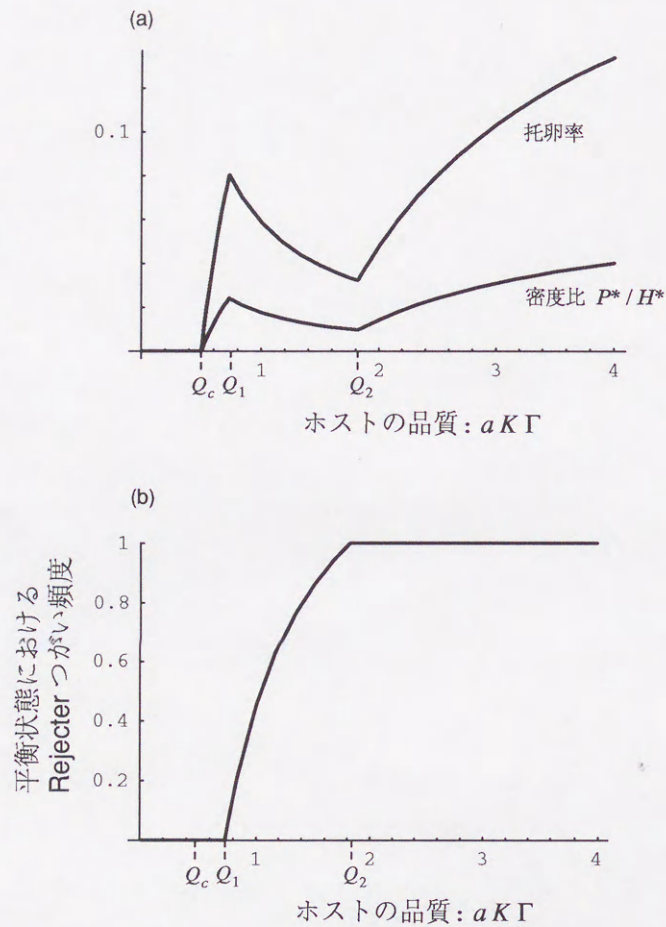


図4：a) 平衡状態における、パラサイトと宿主密度の比 ( $P^*/H^*$ ) と托卵率 ( $(1 - \exp(-aP))z^2$ ) の宿主品質  $aK\Gamma$  依存性。  $aK\Gamma = Q_1$  の時、密度比は  $(1 - \epsilon)/(1 - \epsilon m)\Gamma/(1 - s_p)$ 、托卵率は  $(1 - \epsilon)/(1 - \epsilon m)$  となる。托卵拒否のコストが小さい場合 ( $\epsilon$  が 1 に近い値を取る)、両者の値も小さくなる。b) Rejecter がついの平衡状態での頻度 ( $1 - z^2$ ) の  $aK\Gamma$  依存性。托卵拒否遺伝子は、 $Q_1 < aK\Gamma$  の時増加し、 $aK\Gamma < Q_2$  である限り固定には至らない。宿主品質  $aK\Gamma$  の閾値  $Q_1, Q_2$  は卵擬態の程度に依存する。パラメーター値は、 $s_p = s_H = 0.5$ ,  $\Gamma = 0.15$ ,  $f = 0.7$ ,  $\epsilon = 0.95$ ,  $m = 0.4$  としている。この時  $(Q_c, Q_1, Q_2) = (0.5, 0.73, 1.82)$  である。卵擬態をしていない場合 ( $m = 0$ )、 $Q_2$  は無限大へ発散する。パラサイトがよりよい卵擬態を持つほど ( $m$  が  $m_c$  に近づくほど)、 $Q_1$  と  $Q_2$  は無限大に発散する。 $m_c < m$  の時、 $Q_1$  と  $Q_2$  は負の値を取り生物学的には意味をなさない。

宿主の卵認識能力を調査した野外実験と関連して、托卵拒否遺伝子 R がどのくらいの頻度まで宿主集団中に拡がることのできるかに大きな興味がある。平衡状態における托卵拒否がついの頻度を宿主の品質  $aK\Gamma$  と卵擬態の程度  $m$  の関数として図5に示す。パ

ラサイトがある程度以上の卵擬態を持っている場合 ( $m_c < m$ )、拒否遺伝子はいかなる宿主品質に対しても拡がらないことが分かる。

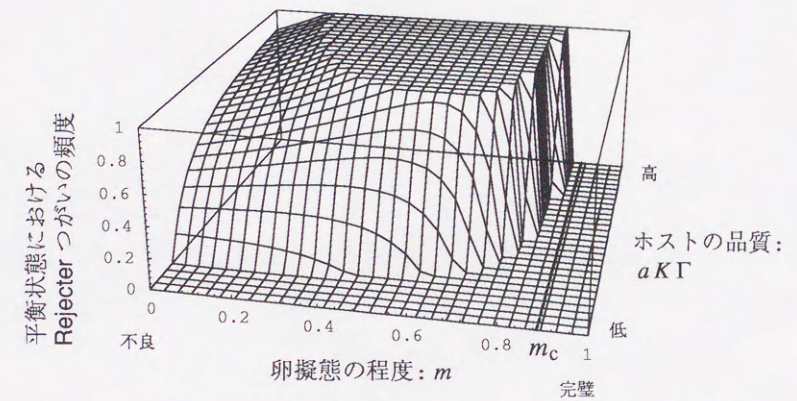


図5：平衡状態における Rejecter がついの頻度 ( $1 - z^2$ ) の、宿主品質  $aK\Gamma$  及び卵擬態の程度  $m$  依存性。パラメーター値は図4に同じ。宿主品質が高く、卵擬態の程度が中間的なときに托卵拒否遺伝子 R の固定が起こる。卵擬態の程度  $m$  がある閾値  $m_c$  を越えてしまうとかなる宿主品質に対しても托卵拒否遺伝子 R は拡がらない。

## 系の時間変化について

系を記述する式 (1) は様々なパラメーターを含んでいるが、これらのすべてについて詳細な値が野外実験によって得られているわけではなく、幾つかのパラメーターについては今後の調査を待たなければならない。Takasu et al. (1993) では、これらのパラメーター値を推定し、パラサイトと宿主の密度及び宿主集団中の3つの遺伝子型の頻度の時間変化を示している。ここでは Takasu et al. の推定した値

$$f = 0.7, s_H = 0.5, \epsilon = 0.95, k = 100, \Gamma = 0.15, s_p = 0.5, a = 0.7$$

を用い、ダイナミクスの様子をさまざまな程度の卵擬態に対して表す (図6)。



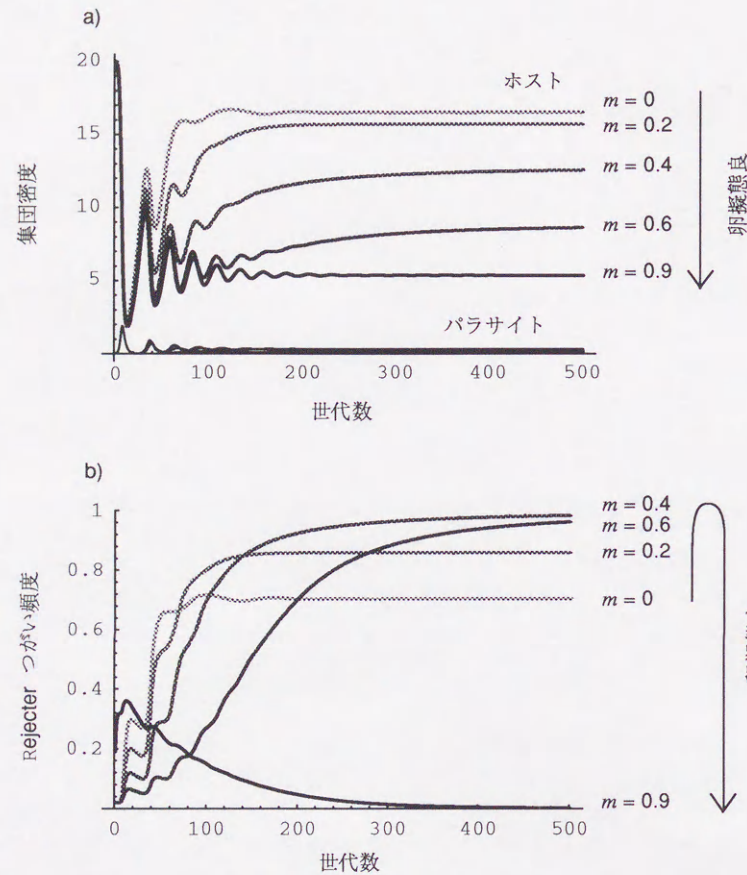


図6：パラサイトが様々な程度の卵擬態を持っている時の、a) パラサイトとホスト密度  $P, H$  の時間変化、b) 拒否つがい頻度  $(1 - z^2)$  の時間変化。パラサイトが、托卵受け入れ個体が多数を占めるホスト集団に托卵をはじめた状況を想定している。パラメーターは  $s_p = 0.5$ ,  $\Gamma = 0.15$ ,  $a = 0.7$ ,  $f = 0.7$ ,  $s_H = 0.5$ ,  $\epsilon = 0.95$ ,  $k = 100$ 。ホスト品質  $aK\Gamma$  は 2.1 である。 $Q_c = 0.5$ ,  $m_c = 0.868$ 。ホスト品質  $aK\Gamma$  の閾値は  $m = 0, 0.2, 0.4, 0.6$ , それぞれに対して  $(Q_1, Q_2) = (0.62, \infty), (0.66, 3.29), (0.73, 1.82), (0.90, 1.49)$  である。托卵拒否遺伝子  $R$  は  $m = 0.4, 0.6$  の時に固定する。卵擬態が極めて優れているとき ( $m_c < m = 0.9$ )、拒否遺伝子は拡がらない。計算に於いては遺伝子型  $RR$ ,  $RA$  の初期頻度は、 $x_0 = 0$ ,  $y_0 = 0.01$  とした。 $m = 0.9$  の場合は、拒否遺伝子が減少することを示すために初期値は  $x_0 = 0.1$ ,  $y_0 = 0$  とした。

これをみると、両者の関係は数百年以内で定常状態に達し、パラサイトがより優れた卵擬態を持つほど平衡状態におけるホスト密度は減少することが分かる。平衡状態における Rejecter つがいの頻度は、パラサイトがよりよい卵擬態を持つにつれて 1 に近づく。しかし、もし卵擬態の水準がある閾値を越えて優れたものになると、托卵拒否遺伝子  $R$  はホス

ト集団中に拡がらず、ホスト集団は Acceptor 個体で占められる。

時間変動の初期に於いては、托卵拒否遺伝子頻度の増加率はパラサイトの卵擬態によって押さえられていることがわかる。この効果は Kelly (1987) の研究によって既に示されており、直感的には卵擬態はホストの托卵拒否行動の托卵受け入れに対する相対的利益を減少させるということで理解できる。

### よりよい卵擬態の進化

いままで、我々は式 (1) で記述される系を解析してきたわけだが、このなかでホストの托卵拒否に対抗するパラサイトの卵擬態の程度を表すパラメーター  $m$  は定数として扱ってきた。しかしながら、現実にはパラサイトの卵擬態にはホストの対抗手段による選択圧が働いているはずである。我々は托卵拒否の選択圧によってより洗練されたものとなる卵擬態の進化 (パラメーター  $m$  の進化) を考えねばならない。

卵殻の形質 (模様や色など) は何らかの遺伝的機構によって決まっている可能性がある」と述べた。今、パラサイト集団によりよい卵擬態 (よりよく托卵拒否個体を欺く形質) が突然変異によって出現したとすると、ホストが卵認識をして托卵拒否を行う限り、よりよい卵擬態を持った個体の方がそうでない個体に比べて托卵が受け入れられる可能性が高く、従ってより多くの子孫を残すことができる。パラサイトの密度はホストの密度に依存して上限があるため、パラサイト集団中によりすぐれた卵擬態を持った突然変異個体が出現すれば、これは今までパラサイト集団を占めていた卵擬態の劣る個体にとって代わり、より優れた卵擬態が固定する。卵擬態の進化はホストが托卵拒否を行う限り進行し、パラメーター  $m$  は増加する。これに従って系は、新しいパラメーター値  $m$  に対応した平衡点へ収束する。



卵擬態の程度を示すパラメーター  $m$  は、モデルで仮定したように、托卵拒否個体が卵擬態に欺かれてパラサイト卵を受け入れる確率を表す。従って、これはパラサイトだけに依存するのではなく、ホストの托卵拒否個体の卵認識能力にも依存する。パラサイトの卵擬態が変化しないとき、より優れた認識能力を持つ拒否個体がホスト集団中に出現すれば、これは認識能力が劣る拒否個体よりも常に高い確率で托卵を排除でき、より多くの子孫を残す（図2）。ホストには密度効果が働くため、より優れた認識能力を持つ拒否個体は認識能力が低い拒否個体にとって代わり、集団中に固定する。つまり、パラサイトの卵擬態が変化しないままホストが卵認識能力を進化させれば、拒否個体はより高い確率で托卵を排除できるため卵擬態の効果は減少し、パラメーター  $m$  の値は減少する。そして系は、新しいパラメーター値に応じた平衡点に移行する。パラメーター  $m$  にパラサイトとホストの共進化が組み込まれているのである。

パラサイトは  $m$  を増加させる方向（よりよい卵擬態）に進化し、ホストは  $m$  を減少させる方向（より優れた卵認識）に進化する。実際にパラメーター  $m$  がどのように変化するかは、パラサイト及びホスト集団にどれだけの頻度でより優れた卵擬態、またはより優れた卵認識能力を持った個体が出現するかに依存し、これはモデリングの範疇を越える。卵擬態の形質は卵殻の色や模様に関する量的なものであり、卵認識能力は質的なものであると思われるので、卵認識能力がより優れたものに進化する以上に、より優れた卵擬態の方が早く進化するのかもしれない。つまりパラメーター  $m$  は、ホストの卵認識能力の進化によって減少させられる以上により優れた卵擬態の出現のために増加すると考えられる。

より優れた卵擬態や卵認識能力の出現は進化的時間軸上で起こるものと思われる。式（1）で記述されるダイナミクスは、高々数百年の単位で平衡状態へ収束することから、新しい形質の出現に関しては、系は平衡状態へ達しているとみなすことができよう。図7にホストの品質が高い、及び低い場合の、平衡状態におけるホスト集団中の Rejecter つかい頻度を示し、パラメーター  $m$  が進化的時間スケールに於いてどのように変化しうるかを示す。

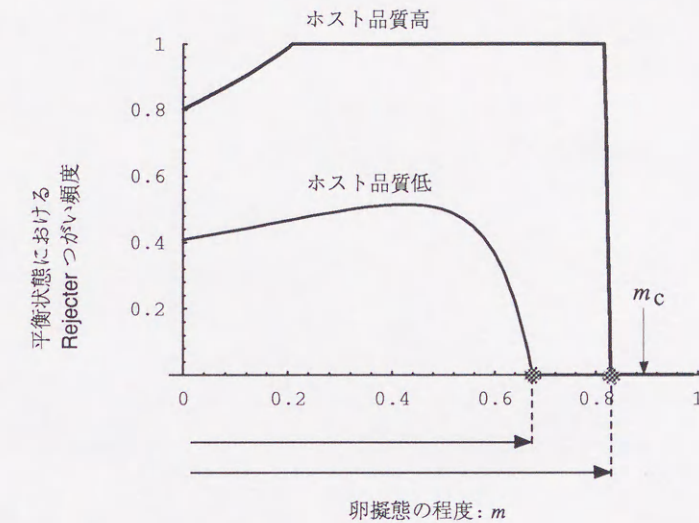


図7：平衡状態での托卵拒否つかい頻度  $(1 - z^2)$  の卵擬態の程度  $m$  依存性。ホスト品質  $aK\Gamma$  が高い場合と低い場合の2つについて示している（図5も参照のこと）。ホストが托卵拒否を行う限り、よりよい卵擬態の形質がパラサイト集団に拡がり固定する。いったんある程度以上の卵擬態が現れれば、ホストは托卵拒否をしなくなる。\*で示されている卵擬態の閾値はホスト品質  $aK\Gamma$  と共に托卵拒否にかかるコスト  $\epsilon$  に依存する。ホスト品質が無限大に近づけばこの閾値は  $m_c$  に収束する。もし托卵拒否のコストが小さければ（ $\epsilon$  の値が1に近ければ）、この閾値は1に近づく。ホストが托卵拒否をしなくなるためには、パラサイトはより優れた卵擬態を持たなければならない。



## 議論

### パラサイトの対抗手段がホストの対抗手段の確立に及ぼす効果

Takasu et al. (1993) は Specialist の系では、パラサイトが卵擬態を持たず托卵拒否個体が常に托卵を排除できる状況では、ホスト集団に托卵拒否遺伝子は固定しないことを示した。これは言い換えれば、Specialist の系ではパラサイトの繁殖を不可能にするようなホストの対抗手段は固定しない、ということである。これは直感的には次の理由による。パラサイトの繁殖を許さないような托卵拒否個体がホスト集団の多数派を占めるという仮想的な状況を考えると、パラサイトはほとんど繁殖できず托卵率は非常に低いものとなる。托卵拒否にはコストがかかると考えられるのでこのような低い托卵率の下では托卵を受け入れたほうが有利であり、従って拒否遺伝子頻度は減少し固定には至らないのである。

しかし、今回解析したようにパラサイトが托卵拒否個体を欺く卵擬態を持っていると、托卵拒否つがいからも卵擬態の程度に比例して繁殖でき、たとえ托卵拒否遺伝子頻度が 1 に近くてもパラサイトは十分に繁殖できて、ホストに対して托卵圧を及ぼし続けることが可能である。卵擬態によってパラサイトの繁殖が保証され、托卵圧が維持されることが托卵拒否遺伝子の固定を可能にしているのである。

Lotem et al. (1992) はカッコウのあるホストについて、若年個体は托卵を受け入れるが、自分の産んだ卵の色模様を覚えて次の繁殖機会にはカッコウ卵を認識するようになる傾向があることを示した。このようにホストが年齢に依存して托卵拒否行動を行う場合、パラサイトは若年個体のつがいから繁殖する事によって托卵拒否個体が多数派を占めるホスト集団に托卵圧を及ぼし続けることが可能である。この意味で、年齢に依存したホストの拒否行動は、托卵圧の持続維持という点でパラサイトの卵擬態と同じ効果を持つ。従って、拒否に関する年齢構造が存在するホスト集団についても、托卵拒否遺伝子は固定するものと予想される。

今まで行われてきた理論的研究ではこれらの動的な観点にあまり注意が払われていなかったように思われる。本研究ではパラサイトとホストの関係の、動的観点の重要性を強調し、これがホストとパラサイトの適応的形質の確立に大きな影響を与えていることを主張するものである。

### モデルにおける軍拡競争

現在では、共進化の様式の一つとしての軍拡競争の概念は、進化生物学に於いて広く受け入れられている。しかしながら、この具体的過程がどのようなものであるのかについては十分に解析されているとはいいがたい。Davies and Brooke (1989b) と Rothstein (1990) は托卵鳥における軍拡競争についての進化的過程を提示している。しかし、彼らの議論では本論文で主張する動的な観点にあまり注意が払われていない。私は上に強調した動的観点を基に彼らの提出した説を拡張し、より一般的な説としての軍拡競争の姿を提示してみたい。パラサイトとホストの関係は、ホストとパラサイトの適応的形質の確立度に関して、以下の 4 つの場合が可能である。

パラサイトとホストの関係の最初の段階 (a) は、ホストは卵認識及び卵排除という行動を持たず、パラサイトも卵擬態をしていない状態であると思われる。ホストとパラサイトが共に適応的形質を持たず、ホストは托卵されるに甘んじている段階に当たる。この段階では托卵圧が托卵排除の形質を選択する方向にホストに働く。

段階 (b) では托卵圧がホストの托卵拒否の形質を選択する方向に働くが、一度ホスト集団中に托卵拒否の形質が出現すれば、本モデルの結果が示すように、これは比較的短期間の間にホスト集団中に拡がる。しかし、パラサイトが卵擬態を欠いているため固定するには至らない (Takasu et al. 1993)。この段階を (b) としよう。パラサイトは卵擬態を欠き、ホスト集団は托卵拒否個体と受け入れ個体から成り、拒否行動に関して 2 型を示す。



段階 (b) でホストが托卵拒否を行うようになると、パラサイトの側に卵擬態を進化させる選択圧が働く。パラサイトが卵擬態を進化させた段階を (c) と呼ぼう。ホスト拒否個体に対するパラサイトの卵擬態の度合いによって、ホスト集団では托卵拒否個体が固定することが可能である。これに応じてホストはより優れた認識能力を進化させるかもしれない。パラサイトの卵擬態を完璧に見破れるような認識能力をホストが獲得すれば段階 (c) は (b) へ戻ることになる。

パラサイトの卵擬態はホストが対抗手段を行う限り進化する。パラサイトの卵擬態があまりにも進みすぎると、ホストの対抗手段にかかるコストのためにホストが托卵拒否をあきらめてしまい、ホスト集団に托卵拒否個体は存在しなくなる状況が生じる。この段階を (d) としよう。段階 (d) では托卵拒否よりも托卵受け入れの方が有利であり、ホスト集団に托卵拒否形質は侵入できない。この段階に至ればもはや托卵拒否の選択圧が働かないので、卵擬態は中立的な突然変異で次第に劣化していく。従って段階 (d) は、(c) (b) (a) に戻るであろう。なお、ホストの対抗手段にコストがかからなければこの段階は起こり得ない。

ホストが卵認識能力を進化させるよりも速くパラサイトの卵擬態の形質が進化する場合 (パラメーター  $m$  が大きくなる) について、パラサイトとホストの軍拡競争のたどる可能な道筋を図 8 に示す。

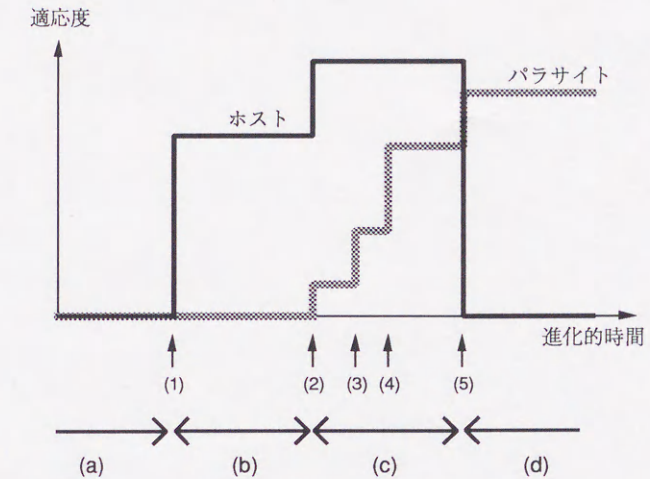


図 8：軍拡競争における進化的時間軸上の仮説上の出来事と進化的段階。(1) 托卵拒否形質が出現し短期間で広がるが、パラサイトが卵擬態を欠いているので固定には至らない。(2)～(4) パラサイトが選りすぐれた卵擬態を獲得する。これに応じて托卵拒否の形質がホスト集団に固定することが可能である。(5) パラサイトが極めて優れた卵擬態を獲得し、ホストは托卵拒否をしなくなる。段階 (a)：パラサイトとホストは共に適応の形質を持たない。段階 (b)：ホストが托卵対抗手段を獲得するがパラサイトはこれに対抗する形質を持たない。段階 (c)：パラサイトとホスト共に適応の形質を獲得する。段階 (d)：托卵拒否のコストのためにホストは托卵拒否をしなくなる。ここでは、よりよい卵擬態の形質は離散的に出現すると仮定した。系は高々数百年のオーダーで平衡状態に到達するため、新しい形質の出現に伴う平衡状態の変化も進化的時間軸上では離散的になる。新しい形質が連続的に出現すれば、もちろんこの図は図 7 のように連続的なものになる。

ホストの品質が非常に小さい場合、托卵拒否遺伝子は全く広がらないことがモデルによって示された。従って、環境要因によっては段階 (b) (c) (d) は起こり得ないかもしれない。この場合パラサイトとホストは段階 (a) に留まったままという状況になる。もしパラサイトの卵擬態にコストがかかり、ホストの対抗手段に対する卵擬態の程度に上限があるならば、またホストの托卵拒否にコストが全くかからないならば、段階 (d) は起こり得ない。



## 現実の世界

ここ20年の間に、野外研究、特に野外実験による研究は托卵鳥に関する情報を我々に数多くもたらし、托卵鳥の生態を明らかにしてきた。最もよく研究されている托卵鳥に Specialist であるカッコウ (*Common Cuckoo Cuculus canorus*) がある。カッコウとホストの関係において、ホストの托卵に対抗する手段の最も一般的なものは卵認識及び卵排除であり、またパラサイトのこれに対抗する手段は卵擬態である (Rothstein 1975, 1990, Davies and Brooke 1989a)。カッコウのホストが雛の認識をしている、或いは、カッコウ雛がホスト雛に擬態しているという証拠は報告されていない。従って、カッコウとホストの軍拡競争は現在、卵認識をめぐる競争にあるといえる。しかしながら、ホスト集団ごとに托卵対抗手段の確立度 (拒否個体頻度) が異なっているという事実が説明困難な謎として残されてきた。

本理論モデルの解析は、托卵拒否遺伝子は概ね短期間でホスト集団中に拡がり、平衡状態における拒否遺伝子頻度は、ホストの品質及びパラサイトの卵擬態の程度に依存して、0%~100%の間の値を取ることが可能であることを明らかにした。従って、従来言われてきたように中間的な拒否個体頻度は必ずしもそのホストが托卵に対抗する形質を確立しつつあることを意味するものではない。異なる托卵拒否率は、それぞれのホストが異なる進化的段階にあることを示しているという考えがある (Davies and Brooke 1989b)。しかしながら今回の解析結果をみると、両者の関係に動的な変化 (密度変化や新しい卵認識能力や卵擬態の出現など) が実際にみられない限り、カッコウとそのホストの関係は継続する軍拡競争の時間的断面を示しているのではなく、むしろ平衡状態に近いと考える方がより妥当であると思われる (Takasu et al. 1993)。

パラサイト及びホストの軍拡競争は漸近的な進化の途中にあるのではなく、新しい形質 (優れた卵擬態・卵認識能力) が出現した後、系は速やかに新たな平衡状態に移行するように段階的に進むのではないだろうか (図8)。

ヨーロッパのある地域では、野外観察者でもホスト卵との区別が付かないほどの卵擬態が存在する (Harrison 1968)。このような正確な卵擬態を発達させたカッコウとそのホストの関係は、ホストが卵認識を放棄する段階 (d) にあたり、そこではホストは高い托卵率を被っているものと思われる (Takasu et al. 1993)。Haartman (1981) は、シロビタイジョウビタキ (*Redstart Phoenicurus phoenicurus*) というホストは自分の卵に似ていない卵を受け入れるにも関わらず、これに托卵するカッコウは卵擬態していることを見いだした。ホストが托卵拒否をしないにも関わらずカッコウが卵擬態をしているこの場合も、ホストが托卵拒否をしなくなった段階 (d) に当たるのかもしれない。残念ながら托卵拒否の頻度と卵擬態の程度の関連を示すデータは報告されていない。このようなホストについての詳細な野外研究は、カッコウとホストの軍拡競争の進化的位置を明らかにするものと思われる。

日本のある地域では、過去数十年の間にカッコウはオナガを新しいホストとして利用しはじめ、オナガ氏族のカッコウは様々な色や模様の卵をオナガの巣に産んでいる (Yamagishi and Fujioka 1986, Nakamura 1990)。オナガは托卵に対してまだ強い拒否行動を示すには至っていない。しかし、ある地域ではオナガに対する托卵率が80%以上にも登り、この強い托卵圧の下ではホストの托卵拒否行動に強い選択が働き、これはまたオナガ氏族カッコウの卵擬態を促進させることが予想される。卵殻の色模様などのパターンはオナガの卵認識能力と併せて野外実験を長期間にわたって行うことで追跡できる。この点に注目した野外実験が待たれる。

托卵されているにも関わらず、托卵拒否行動をとらないホストの存在は長い間鳥類の托卵についての論争の中心点となってきた。Rothstein (1975, 1990) はこれを説明する Evolutionary Lag 説を唱え、ホストの対抗手段の欠如は托卵拒否行動に関する遺伝的変異の欠如に関係するのではないかという説を唱えた。これに対して、ホストの対抗手段の確立は対抗手段についてのコストとこれを行う利益とのバランスで主に決まっていて、対抗手



段の欠如は適応的であるかもしれないという考えがある (Zahavi 1979, May and Robinson 1985, Rohwer and Spaw 1988, Røskoft et al. 1990, Lotem et al. 1992)。本研究は後者の考えに沿ったものである。モデル解析で示されたように、ホストの品質及びパラサイトの卵擬態の程度によっては、托卵拒否遺伝子が存在したとしても集団中に拡がらないことが可能であり、このような状況では托卵を受け入れた方が拒否するよりも適応的なのである。従って、単に対抗手段の形質が存在するか否かではなく、どのような条件の下で対抗手段が確立することができるのかという点についても注意を払うべきである。これらの条件はモデルで示されたように、パラサイトのホスト托卵排除に対抗する卵擬態の程度及びパラサイトとホストの動的な関係に強く依存することを主張したい。

### 今後の課題

本論文では、Specialist パラサイトとそのホストの関係を理論モデルを用いて記述し、両者の共進化的過程についての理論的研究を行った。本論文で導かれた結論は、当然のことながら理論モデルを組み立てる際に課せられた仮定の下で成立するものである。これらの仮定の多くは野外実験によって裏付けられた妥当なものと思われるが、幾つかの仮定（ホストの拒否行動の遺伝様式或いは拒否行動にかかるコスト）についてはこれからの野外実験によって具体的に検証されなければならない。

理論モデルの検証は、現在存在する様々な托卵鳥系を調査し、これらを比較検討することによって過去に生じた進化の過程をある程度予測することができよう。しかし、従来通りの野外研究だけではなく、分子データを用いた研究も進化をひもとくために必要であろう。Lanyon (1992) は Generalist であるコウウチョウの幾つかの種類について分子系統樹を作成し、利用するホストの数と分子系統的関係が対応することを示し、コウウチョウの托卵行動様式の進化を系統樹と併せて議論している。このように進化を扱う問題に於いては、野外研究だけではなく、理論的研究そして分子進化的研究の密接な連携が必要であ

う。今後この方面の研究が野外研究及び理論研究と連携して進むことを期待する。私一人でこのような広範な研究領域をカバーすることは不可能なので、本論文では理論的立場からの研究を行い、これを様々な分野を専門とする研究者に発信し、共進化の機構の理解へ供したいと願う。



## 付録

パラサイト密度  $P$  と托卵拒否遺伝子  $R$  の増減について

ホスト集団中の托卵拒否遺伝子  $R$  の頻度を  $r$  とおく ( $r = x + y/2$ )。式 (1-c) と (1-d) から、拒否遺伝子頻度  $r$  と遺伝子型  $AA$  の頻度の世代間における変化量は次の式で与えられる。

$$r' - r = \frac{r z^2 (W_R - W_A)}{s_H + (1 - z^2) W_R + z^2 W_A} \quad (A-1)$$

$$z' - z = \frac{(1 - z) \left\{ (1 - z^2) W_R - z^2 W_A \right\} - W_R r (2 - r)}{s_H + (1 - z^2) W_R + z^2 W_A} \quad (A-2)$$

本文で仮定した托卵受け入れつがいと拒否つがいの繁殖価  $W_A, W_R$  は、パラサイト密度が  $P_c$  の時に等しくなる。パラサイト密度が  $P_c$  以上ならば、 $W_A < W_R$  であり、拒否遺伝子頻度は増加する。逆の場合では拒否遺伝子頻度は減少する。

### 式 (1) の平衡点

平衡状態では式 (A-1) と (A-2) の右辺がゼロとならなければならない。(A-1) (A-2) がゼロであるためには次のいずれかの条件が成立しなければならない。

$$r = 0 \quad (z = 1 \text{ と同値}) \quad (A-3)$$

$$W_A = W_R \text{ かつ } 1 - z = r (2 - r) \quad (A-4)$$

$$z = 0 \quad (A-5)$$

条件 (A-3) はホスト集団化托卵拒否遺伝子を持たない場合 ( $x^* = y^* = 0$ ) に相当する。

$P = P' = P^*, H = H' = H^*$  を式 (1-b) に代入する事によって、次の平衡状態を得る。

$$(P^*, H^*, x^*, y^*) = (\tilde{P}, \tilde{H}, 0, 0) \quad (A-6)$$

ここで、 $P^*, H^*$  は次の式の唯一解である。

$$\tilde{H} = \frac{(1 - s_p) \tilde{P}}{\Gamma (1 - e^{-a \tilde{P}})} \quad (\tilde{P} \neq 0) \text{ and } \tilde{H} = k (f e^{-a \tilde{P}} + s_H - 1)$$

この平衡点は

$$a K \Gamma = a k (f + s_H - 1) \Gamma > Q_c = 1 - s_p$$

の条件の下で可能である。この条件が満たされないときは  $P^* < 0$  となる。 $a K \Gamma < Q_c$  の

時は、生物学的に意味を持つ平衡点は

$$(P^*, H^*, x^*, y^*) = (0, k (f + s_H - 1), 0, 0) \quad (A-7)$$

となる。

条件 (A-4) が満たされているとき次の式が得られる。

$$P = P_c = \frac{1}{a} \log \frac{1 - \epsilon m}{\epsilon (1 - m)} \quad x = (1 - \sqrt{z})^2 \text{ and } y = 2 (\sqrt{z} - z)$$

これらの式と  $P = P' = P^*, H = H' = H^*, x = x' = x^*, y = y' = y^*$  を式 (1-a)、(1-b) に代

入して次の平衡点を得る。

$$(P^*, H^*, x^*, y^*) =$$

$$\left( P_c, \frac{k}{1 - \epsilon m} \left\{ \epsilon f + s_H - 1 - m \epsilon (f + s_H - 1) \right\}, (1 - \sqrt{z^*})^2, 2 (\sqrt{z^*} - z^*) \right) \quad (A-8)$$

ここで、

$$z^{*2} = \frac{1}{1 - m} \left[ \frac{(1 - \epsilon m)^2 (1 - s_p) \log \frac{1 - \epsilon m}{\epsilon (1 - m)}}{a \Gamma k (1 - \epsilon) \left\{ \epsilon f + s_H - 1 - \epsilon m (f + s_H - 1) \right\}} - m \right]$$

である。



托卵受け入れつがい頻度  $z^*$  の値は 0 と 1 の間にあるべきなので、次の条件が満たされなければならない。

$$Q_1 < aK\Gamma < Q_2 \text{ かつ } m < m_c = \frac{\varepsilon f + s_H - 1}{\varepsilon(f + s_H - 1)}$$

ここで、

$$Q_1 = \frac{(f + s_H - 1)(1 - \varepsilon m)^2 (1 - s_p) \log \frac{1 - \varepsilon m}{\varepsilon(1 - m)}}{(1 - \varepsilon) \left\{ \varepsilon f + s_H - 1 - \varepsilon m(f + s_H - 1) \right\}} \quad Q_2 = \frac{1}{m} (Q_2 > Q_1)$$

である。宿主品質の閾値  $Q_1, Q_2$  は卵擬態の程度  $m$  に依存することに注意。

条件 (A-5) は宿主集団が托卵拒否個体で占められていることを意味する ( $x^* = 1, y^* = z^* = 0$ )。これに対応する平衡点は

$$(P^*, H^*, x^*, y^*) = (\tilde{P}, \tilde{H}, 1, 0) \quad (\text{A-9})$$

で与えられる。ここで、 $P^*, H^*$  は次の式の唯一解である。

$$\tilde{H} = \frac{(1 - s_p) \tilde{P}}{\Gamma m (1 - e^{-a\tilde{P}})} \quad (\tilde{P} \neq 0) \text{ and } \tilde{H} = k \left\{ \varepsilon f (1 - m + m e^{-a\tilde{P}}) + s_H - 1 \right\}$$

$P^*$  が正の値を持つためには次の条件が満たされなくてはならない。

$$aK\Gamma > Q_c' = \frac{(f + s_H - 1)(1 - s_p)}{m(\varepsilon f + s_H - 1)} \quad (Q_c' > Q_c)$$

もし  $aK\Gamma < Q_c'$  ならば、平衡点

$$(P^*, H^*, x^*, y^*) = (0, k(f + s_H - 1), 1, 0) \quad (\text{A-10})$$

が存在する。

(A-7) ~ (A-10) は式 (1) の自明でない平衡点であり、どれが安定な平衡点として実現されるかは、ホストの品質  $aK\Gamma$  の閾値  $Q_c, Q_1, Q_2$  に対する相対的値に依存する。托卵拒否のコストが小さく ( $\varepsilon$  が 1 に近い値を取る) 卵擬態の程度が卵擬態の閾値より小さければ ( $m < m_c$ )、宿主品質の閾値の大小関係は  $Q_c < Q_1 < Q_c' < Q_2$  または、 $Q_c < Q_c' < Q_1 < Q_2$  となる。

数値計算によってそれぞれの平衡点の安定性を調べた結果、非常に狭いパラメーター空間の範囲を除いてそれぞれの平衡点が宿主品質の値に依存して達成されることが分かった。従って、このモデルの定性的な結果は、野外での実際の繁殖パラメーターの大部分に対して成り立つことが保証される。安定な平衡点の宿主品質依存性を図 9 に示す。これを基にして本文の図 3 が得られる。



## 引用文献

Braa, A. T., A. Moksnes, and E. Røskaft. 1992. Adaptations of bramblings and chaffinches towards parasitism by the common cuckoo. *Animal Behavior* 43:67-78.

Briskie, J. V., S. G. Sealy, and K. A. Hobson. 1992. Behavioral defenses against avian brood parasitism in sympatric and allopatric host populations. *Evolution* 46:334-340.

Brooke, M. de L., and N. B. Davies. 1988. Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by hosts. *Nature* 335:630-632.

Brooke, M. de L., and N. B. Davies. 1991. A failure to demonstrate host imprinting in the cuckoo (*Cuculus canorus*) and alternative hypotheses for the maintenance of egg mimicry. *Ethology* 89:154-166.

Brooker, L. C., M. G. Brooker, and A. H. H. Brooker. 1990. An alternative population/genetics model for the evolution of egg mimesis and egg crypsis in cuckoos. *Journal of Theoretical Biology* 146:123-143.

Brown, R. J., M. N. Brown, M. L. Brooke, and N. B. Davies. 1990. Reactions of parasitized and unparasitized populations of *Acrocephalus* warblers to model cuckoo eggs. *Ibis* 132:109-111.

Davies, N. B., and M. de L. Brooke. 1988. Cuckoos versus reed warblers: adaptations and counteradaptations. *Animal Behavior* 36:262-284.

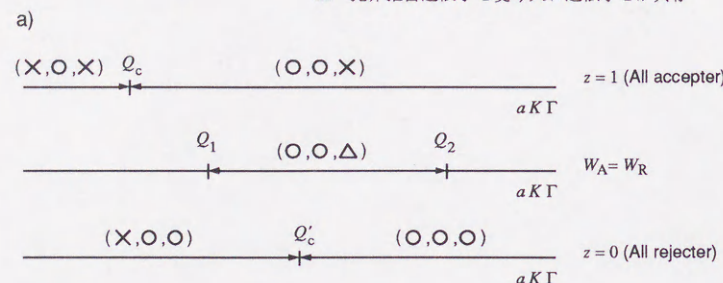
Davies, N. B., and M. de L. Brooke. 1989a. An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts: I. Host egg discrimination. *Journal of Animal Ecology* 58:207-224.

Davies, N. B., and M. de L. Brooke. 1989b. An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts: II. Host egg markings, chick discrimination and general discussion. *Journal of Animal Ecology* 58:225-236.

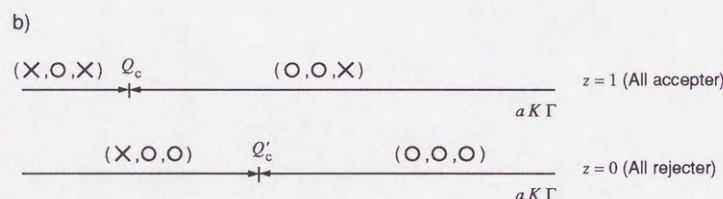
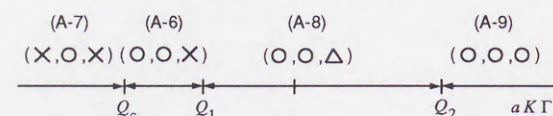
Davies, N. B., and M. de L. Brooke. 1991. Coevolution of the cuckoo and its hosts. *Scientific American* (January) 264:66-73.

Dawkins, R., and J. R. Krebs. 1979. Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society London, B* 205:489-511.

○ 集団密度は持続もしくは拒否遺伝子が固定  
(パラサイト, ホスト, 拒否個体頻度) × 集団は絶滅もしくは托卵受け入れ遺伝子が固定  
△ 托卵拒否遺伝子と受け入れ遺伝子とが共存



ホスト品質  $aK\Gamma$  の値によって実現される平衡点が決まる



ホスト品質  $aK\Gamma$  の値によって実現される平衡点が決まる

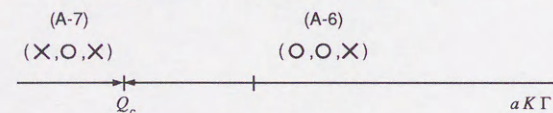


図9：安定な平衡点のホスト品質  $aK\Gamma$  に対する依存性。a)  $m < m_c$  の時、平衡点 (A-8) がある  $aK\Gamma$  の範囲に対して実現される。この図は  $Q_c < Q_1 < Q'_c < Q_2$  の場合であるが、 $Q_c < Q'_c < Q_1 < Q_2$  の時でも同じ結果が得られる。b)  $m_c < m$  の時、平衡点 (A-8) はいかなる  $aK\Gamma$  の値に対しても不可能になる。



- von Haartman, L. 1981. Co-evolution of the Cuckoo and its host. *Ornis Fennica* 58:1-10.
- Harrison, C. J. O. 1968. Egg mimicry in British cuckoos. *Bird study* 15:22-28.
- Harvey, P. H., and L. Partridge. 1988. Of cuckoo clocks and cowbirds. *Nature* 335:586-587.
- Higuchi, H. 1989. Responses of the bush warbler *Cettia diphone* to artificial eggs of *Cuculus* cuckoos in Japan. *Ibis* 131:94-98.
- Kelly, C. 1987. A model to explore the rate of spread of mimicry and rejection in hypothetical populations of cuckoos and their hosts. *Journal of Theoretical Biology* 125:283-299.
- Lanyon, S. M. 1992. Interspecific brood parasitism in blackbirds (Icterinae): a phylogenetic perspective. *Science* 255:77-79.
- Lotem, A., H. Nakamura, and A. Zahavi. 1992. Rejection of cuckoo eggs in relation to host age: a possible evolutionary equilibrium. *Behavioral Ecology* 3:128-132.
- Marchetti, K. 1992. Costs to host defense and the persistence of parasitic cuckoos. *Proceedings of the Royal Society London, B* 248:41-45.
- May, R. M., and S. K. Robinson. 1985. Population dynamics of avian brood parasitism. *The American Naturalist* 126:475-494.
- Moksnes, A. 1992. Egg recognition in chaffinches and bramblings. *Animal Behavior* 44:993-995.
- Moksnes, A., and E. Røskft. 1989. Adaptation of meadow pipits to parasitism by the common cuckoo. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24:25-30.
- Moksnes, A., E. Røskft, and A. T. Braa. 1991. Rejection behavior by common cuckoo hosts towards artificial brood parasite eggs. *The Auk* 108:348-354.
- Moksnes, A., E. Røskft, and L. Korsnes. 1993. Rejection of cuckoo (*Cuculus canorus*) eggs by meadow pipits (*Anthus pratensis*). *Behavioral Ecology* 4:120-127.
- Moksnes, A., E. Røskft, A. T. Braa, L. Korsnes, H. M. Lampe, and H. C. Pedersen. 1990. Behavioral responses of potential hosts towards artificial cuckoo eggs and dummies. *Behavior* 116:64-89.

- Nakamura, H. 1990. Brood parasitism by the cuckoo *Cuculus canorus* in Japan and the start of new parasitism on the azure-winged magpie *Cyanopica cyana*. *Japanese Journal of Ornithology* 39:1-18.
- Picman, J. 1989. Mechanism of increased puncture resistance of eggs of brown-headed cowbirds. *The Auk* 106:577-583.
- Rohwer, S., and C. D. Spaw. 1988. Evolutionary lag versus bill-size constraints: a comparative study of the acceptance of cowbird eggs by old hosts. *Evolutionary Ecology* 2:27-36.
- Rohwer, S., C. D. Spaw, and E. Røskft. 1989. Costs to northern orioles of puncture-ejecting parasitic cowbird eggs from their nests. *The Auk* 106:734-738.
- Røskft, E., G. H. Orians, and L. D. Beletsky. 1990. Why do red-winged blackbirds accept eggs of brown-headed cowbirds?. *Evolutionary Ecology* 4:35-42.
- Rothstein, S. 1975. Evolutionary rates and host defenses against avian brood parasitism. *The American Naturalist* 109:161-176.
- Rothstein, S. 1990. A model system of coevolution: avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:481-508.
- Soler, M. 1990. Relationships between the great spotted cuckoo *Clamator glandarius* and its corvid hosts in a recently colonized area. *Ornis Scandinavica* 21:212-223.
- Soler, M., and A. P. Møller. 1990. Duration of sympatry and coevolution between the great spotted cuckoo and its magpie host. *Nature* 343:748-750.
- Spaw, C. D., and S. Rohwer. 1987. A comparative study of eggshell thickness in cowbirds and other passerines. *The Condor* 89:307-318.
- Takasu, F., K. Kawasaki, H. Nakamura, J. E. Cohen, and N. Shigesada. 1993. Modeling the population dynamics of a cuckoo-host association and the evolution of host defenses. *The American Naturalist* 142:819-839.
- Victoria, J. K. 1972. Clutch characteristics and egg discriminative ability of the African village weaverbird *Ploceus cucullatus*. *Ibis* 112:367-376.



Yamagishi, S., and M. Fujioka. 1986. Heavy brood parasitism by the common cuckoo Cuculus canorus on the azure-winged magpie Cyanopica cyana. Tori 34:91-96.

Zahavi, A. 1979. Parasitism and nest predation in parasitic cuckoos. The American Naturalist 113:157-159

Zuñiga, J. M., and T. Redondo. 1992. No evidence for variable duration of sympatry between the great spotted cuckoo and its magpie host. Nature 359:410-411.